

## **Adaptation aux particularités climatiques du cycle biologique d'un anouïre tropical, *Nectophrynoides occidentalis* Angel, 1943 (Bufonidae)**

Maxime LAMOTTE & Coralie SANCHEZ-LAMOTTE

Laboratoire des Reptiles & Amphibiens, Muséum national d'Histoire naturelle,  
25 rue Cuvier, 75005 Paris, France

In the distribution area of the viviparous toad *Nectophrynoides occidentalis* Angel, 1943, restricted to a few square kilometers of a low grass savanna above 1200 m on the crests of the Mount Nimba, a very dry season of about 5 months alternates with a rainy season of 7 months. The life and breeding cycles of this species are closely linked with this seasonal cycle. During the dry season, the toads burrow underground and become dormant. They emerge as soon as the rains start, between February and the end of March, in the following order : first the gravid females, then the virgin females and finally the males. All births of young take place in June. Fertilization takes place from September for females older than one year, to the end of October for females of that year. All females burrow immediately after fertilization. The cycle does not seem to be modified by the amount of water available in the year, which may vary by twice as much according to the place in the chain or to the year. However, monitoring of the climatic cycle and of toad populations over several years have shown that the dates of burrowing and of dormancy are closely linked to the beginning and above all to the end of the rainy season, that may vary more than one month from year to year. These variations result in important differences in the proportion of young females that are virgin before their first burrowing for the dry season. They have therefore consequences for the reproduction rate of the population.

*Nectophrynoides occidentalis* Angel, 1943 est un petit amphibien anouïre de la famille des Bufonidae dont la longueur museau-anus dépasse rarement 24 mm chez les mâles et 27 mm chez les femelles (fig. 1). La coloration est d'un brun ocre chez les mâles, nettement plus claire chez les femelles (ANGEL, 1943, ANGEL & LAMOTTE, 1944, 1948).

L'espèce *N. occidentalis* ne vit que sur les quelques kilomètres carrés de la prairie d'altitude (savane à herbes basses) couvrant les crêtes de la chaîne du Nimba dans sa partie située en Guinée et Côte d'Ivoire près de la frontière du Libéria (fig. 2). Présente jusqu'au sommet à 1750 m, elle ne descend pratiquement pas au-dessous de 1200 m d'altitude. Cette localisation très stricte est liée à deux caractéristiques très particulières du milieu.

La première est un relief abrupt (LAMOTTE & ROUGERIE, 1955). Celui-ci exclut presque totalement la présence de mares permettant la vie de têtards et élimine ainsi la concurrence de la presque totalité des autres amphibiens. *Nectophrynoides occidentalis*, en revanche, a pu

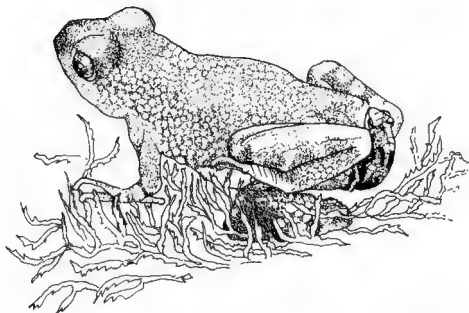


Fig 1 – Aspect d'une femelle de *Nectophrynoides occidentalis* mettant bas un nouveau-né Dessin de Y SCHACH-DUC d'après une photographie de F. XAVIER.

répondre à ce défi par un développement direct dans les oviductes conduisant à la naissance de jeunes entièrement métamorphosés, longs de moins de 8 mm. La figure 3 représente les principaux stades de ce développement, qui dure près de 9 mois (ANGEL & LAMOTTE, 1944, 1948; LAMOTTE, 1959; LAMOTTE & XAVIER, 1972).

En second lieu, les conditions climatiques font alterner une saison des pluies très favorable durant laquelle règne en permanence une forte humidité de l'atmosphère et une saison sèche particulièrement rigoureuse où le degré hygrométrique s'abaisse souvent au dessous de 30 % (RICHARD-MOLARD et al., 1955) (fig 4). L'espèce répond à ce contraste climatique accentué par un cycle biologique déterminé lui-même avec rigueur.

#### LE CYCLE SAISONNIER MOYEN DES POPULATIONS

Durant la saison pluvieuse, l'humidité persistante du milieu liée aux précipitations, aux brumes et aux brouillards lui permet de maintenir son activité de façon ininterrompue, tandis que pendant la saison sèche aucun amphibien ne peut survivre autrement qu'enfoui dans le sol, ce que fait effectivement *Nectophrynoides* en mettant à profit des fissures de la roche sous-jacente.

Des prélèvements quantitatifs effectués sur des surfaces de 25 m<sup>2</sup> en divers sites de la chaîne et au cours des mois successifs de plusieurs années ont permis de suivre les variations de la densité et de la composition des populations. Ils étaient complétés par une étude de la

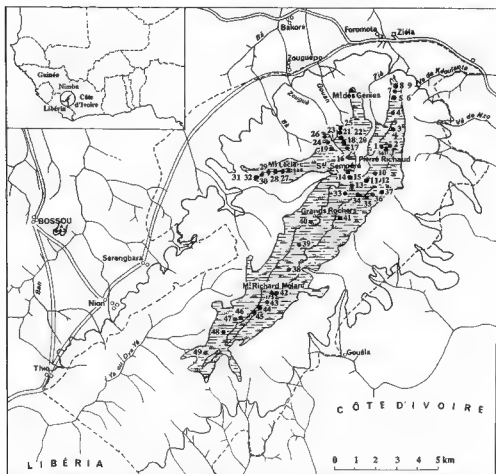


Fig 2 – Situation et relief de la chaîne du Nimba. On a figuré les courbes de niveau 600, 1000 et 1400 m, la zone située au-dessus de 1000 m est représentée avec un figuré de tirets horizontaux. Les nombres indiquent les emplacements où ont été réalisées des collectes de peuplement animal.

taille des individus (liée de façon directe à leur âge) et par la détermination de l'étape de la vie sexuelle des femelles (vierges, gravides, après l'accouchement) qu'indique l'état des oviductes et des ovaires.

Une caractéristique essentielle du cycle biologique est le fait que toutes les naissances se produisent durant le mois de juin, en pleine période de vie active. Encore nettement distincte par sa taille plus petite (de 7 à 13 mm), une nouvelle cohorte vient alors se joindre aux deux plus anciennes (fig 5). Ces femelles adultes, alors âgées de 12-15 mois à 2 ou 3 ans, renferment des individus encore vierges et d'autres qui viennent d'accoucher ; leur taille est de 17 à 28 mm tandis que les mâles des mêmes cohortes mesurent de 14 à 21-22 mm. La population renferme alors un nombre sensiblement égal de mâles et de femelles, et cette égalité plus ou moins

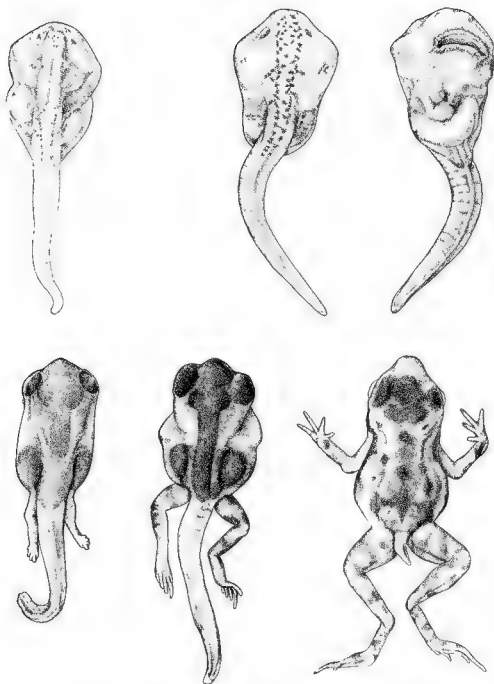


Fig 3 - Quelques stades du développement embryonnaire de *N. occidentalis* (d'après LAMOTTE & XAVIER, 1972). Dessins de Y. SCHACH-DUC.

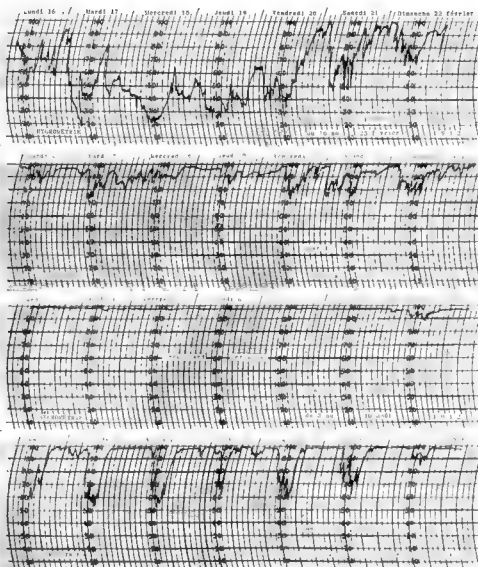


Fig 4 Les variations journalieres du degre hygrometrique de l'air dans la prairie d'altitude du Nimba a 1600 m. Le degre hygrometrique apporte l'indication la plus adequate sur les conditions plus ou moins favorables du milieu pour un amphibien. De haut en bas: du 16 au 22 fevrier (saison seche), du 6 au 12 avril (premiere saison des tornades), du 3 au 9 aout (pleine saison des pluies) et du 15 au 21 octobre (seconde saison des tornades).

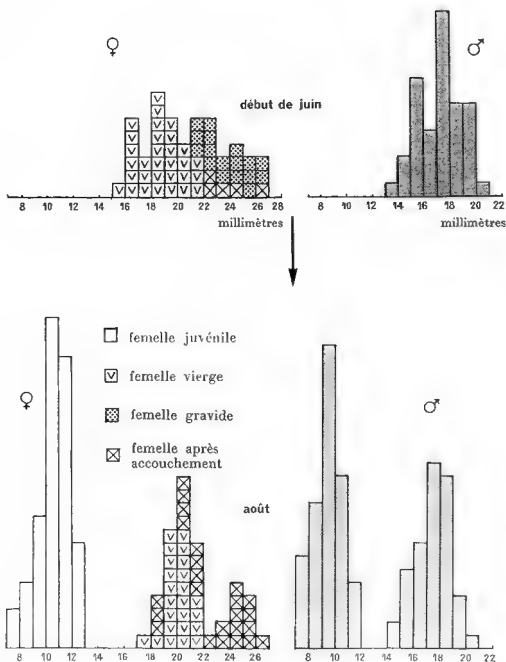


Fig 5 - Composition de la population (femelles et mâles) au début du mois de septembre. Après la période des naissances (en juin), les mois de juillet, août et septembre voient une croissance active de tous les individus. La cohorte des jeunes de l'année, alors âgés de 1 à 4 mois, se distingue par sa taille nettement plus petite (entre 7 et 14 mm). Il apparaît en outre chez les femelles plus vieilles une coexistence de deux cohortes (respectivement âgées d'environ 16 et 28 mois).

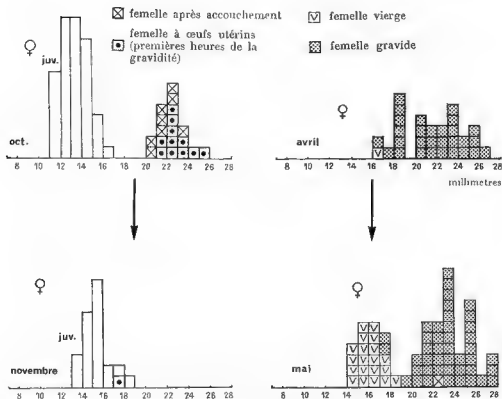


Fig. 6. Évolution apparente de la population des femelles durant la période d'enfouissement (à gauche) et durant la période d'émergence (à droite).

complète des effectifs des deux sexes persiste durant toute la saison des pluies jusqu'en septembre, tant chez les juvéniles de l'année que chez les individus plus âgés (voir fig. 5).

En fin septembre, avant la fin des pluies, commence la période d'enfouissement qui va permettre à l'espèce de résister à la saison sèche ; cet enfouissement s'étale sur plusieurs semaines. Dès le mois de septembre, période pourtant encore très pluvieuse, les femelles de grande taille, dont c'est la seconde ou la troisième gravidité, s'enfouissent dès qu'elles sont fécondées. Les mâles, au contraire, et surtout les plus jeunes, attendront la fin de la saison des pluies, qui survient en général durant le mois d'octobre. C'est le cas aussi des jeunes femelles vierges, nées 4 mois auparavant. elles quittent la vie active épigée au fur et à mesure de leur fécondation, elle-même liée à leur degré de développement (fig 6, à gauche). Les jeunes femelles qui, lorsque cessent les pluies, n'ont pas atteint une maturité suffisante, s'enfouissent encore vierges. Il résulte de ces décalages qu'en octobre et novembre la population de *N. occidentalis* ne comprend plus que des mâles et des femelles vierges nés dans l'année.

La fin de la période de vie enfouie coïncide avec l'arrivée des pluies qui se produit généralement en fin mars, plus exceptionnellement en avril ou en février. Les divers individus

de la population ne sortent toutefois pas tous en même temps, mais avec un décalage qui s'étale sur près d'un mois. Les femelles gravides émergent en premier, puis les mâles et les femelles vierges nées 9 mois auparavant (fig. 6, à droite). Au tout début de la saison des pluies, la population active ne comprend que des femelles gravides (ANGEL & LAMOTTE, 1944 ; LAMOTTE, 1959) ; elles ne sont rejointes qu'ensuite par des femelles vierges et les mâles.

#### LES CONSÉQUENCES DES VARIATIONS INTERANNUELLES DU CLIMAT SUR LE CYCLE DES POPULATIONS

La présentation des traits généraux du cycle des populations en a fait apparaître la liaison étroite avec les variations saisonnières de la pluviosité. Cette dépendance très stricte de la vie de *N. occidentalis* vis-à-vis des facteurs climatiques donne à penser que toute variation de ces facteurs se traduira sur la biologie de l'espèce et notamment sur son cycle de reproduction. Or de telles variations du climat se produisent inévitablement au cours des années successives et des différences existent aussi dans l'espace entre les divers sites de la chaîne où l'espèce est présente.

La hauteur totale des précipitations annuelles est sans doute un facteur important de la localisation de l'espèce puisque celle-ci est absente dans la partie septentrionale de la chaîne où les pluies sont inférieures à 1500 mm. Elle est aussi très variable au sein de l'aire de répartition puisqu'il tombe plus de 3000 mm d'eau au sud du mont Richard-Molard et seulement 2000 mm dans la région septentrionale du Signal Sempéré et du mont Tô. Les différences interannuelles de la pluviosité en un même site de la chaîne sont également très fortes : à la station météorologique de Ziéla, la pluviosité annuelle a varié entre 1099 mm et 1757 mm durant les années 1949 à 1957. Il est toutefois difficile de détecter une influence de cette hauteur annuelle des pluies sur la fécondité de l'espèce qui reste apparemment semblable d'un bout à l'autre de son aire de répartition. Elle est masquée en effet par les variations considérables liées à la taille de la femelle. De fait, les jeunes femelles de moins de 21 mm de longueur museau-anus fécondées à l'âge de 4 mois – ne portent généralement que de 2 à 8 embryons, tandis que les femelles plus âgées, dont la taille dépasse 22 mm, en ont généralement plus de 10 (fig. 7). Cette relation entre le nombre d'embryons et la taille de la mère se retrouve dans tous les sites de la montagne et toutes les années.

Si la pluviosité annuelle ne semble pas être un facteur majeur du cycle biologique, tout autre est le rôle du calendrier des pluies.

Au cours d'une même année, les dates d'émergence et d'enfouissement sont, comme celles de l'arrivée et de la fin des pluies, sensiblement les mêmes dans toute l'aire de répartition de l'espèce, depuis le Signal Sempéré jusqu'au sud du mont Richard-Molard. Au contraire, ces dates du commencement et de la fin de la période pluvieuse sont très variables d'une année à l'autre et elles déterminent toujours avec rigueur celles de l'émergence et de l'enfouissement des *Nectophrynoides*. Il est ainsi des années où les pluies précoces provoquent une sortie des crapauds dès la fin de février et d'autres où les pluies, et avec elles l'émergence, n'arrivent que fin avril ou début mai. Inversement, la fin de la période des pluies et donc celle de la vie active des derniers individus – jeunes femelles non fécondées et mâles parmi lesquels dominent des jeunes de l'année – peuvent se produire dès le début du mois d'octobre ou au contraire au début novembre, voire en décembre.



nombre d'embryons

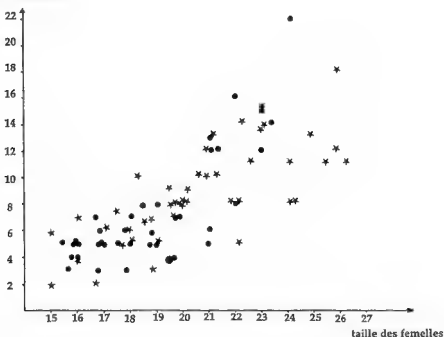


Fig 7 Nombre d'embryons en fonction de la taille de la mère (longueur museau-anus). Les points et les étoiles correspondent respectivement aux années 1981 et 1991.

Une analyse plus précise de la structure démographique des populations poursuivie durant plusieurs années conjointement avec des enregistrements pluviométriques mensuels a permis de pousser plus loin l'étude de l'influence du cycle saisonnier des pluies (LAMOTTE, 1959). Elle a fait apparaître une corrélation nette entre la pluviosité des mois d'octobre et novembre et la proportion dans la population de jeunes femelles restées vierges parce qu'immatures lors de l'enfouissement à l'arrivée de la saison sèche (fig. 8). Une venue précoce de la saison sèche, dès le début octobre, diminue ainsi la participation de la cohorte de jeunes femelles de l'année au renouvellement de la population, tandis que le prolongement de la saison des pluies permet le développement jusqu'à leur maturité de la majorité de ces individus.

Les femelles plus âgées, elles, sont toutes fécondées dès le mois de septembre et fournissent donc toutes, quelle que soit la date de la fin des pluies, le même contingent d'embryons. Durant les années à saison sèche précoce, la contribution à la natalité de la cohorte des jeunes de l'année peut ainsi tomber à 7 % seulement, alors qu'elle représente jusqu'à 25 % quand la saison des pluies se prolonge jusqu'en fin novembre. C'est dire l'influence considérable qu'auraient plusieurs années défavorables consécutives sur la démographie de l'espèce.

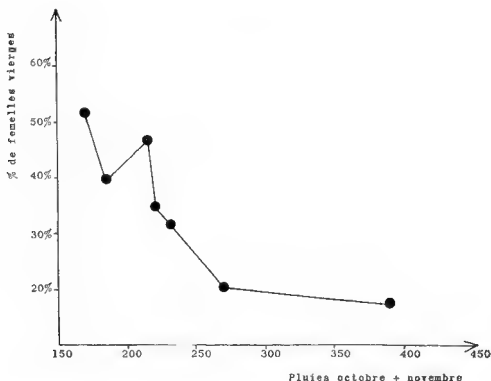


Fig 8. Variation interannuelle du pourcentage des femelles restées vierges lors de leur enfouissement en fonction des quantités de pluie tombées en octobre et novembre de l'année de leur naissance (d'après LAMOTTE, 1959).

Comme le montre la fig. 9, la pluviosité annuelle totale est, contrairement à la fin plus ou moins précoce de la saison des pluies, sans action sur la proportion de femelles restant vierges avant l'enfouissement.

### CONCLUSIONS

Les études menées sur le terrain entre 1942 et 1991 ont fait apparaître l'étroite corrélation qui existe entre les populations du petit bufonidé vivipare orobionte *Nectophrynoides occidentalis* et le cycle climatique de la prairie d'altitude où il est localisé. La corrélation, qui se manifeste déjà avec rigueur à l'échelle de l'année climatique moyenne, est corroborée et précisée par la comparaison de plusieurs années différant par leur cycle saisonnier. Celle-ci fait ressortir le rôle prépondérant du calendrier des pluies et plus particulièrement de l'arrivée plus ou moins précoce de la saison sèche qui influe sur le pourcentage de jeunes femelles de l'année fécondées avant de s'enfouir. La fécondité globale de l'espèce peut être ainsi considérablement modifiée.

## % de femelles vierges

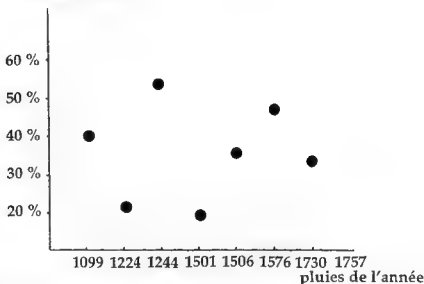


Fig. 9 Pourcentage de femelles restées vierges lors de leur enfouissement en fonction de la *pluviosité totale (en mm) de l'année de leur naissance*

## RÉSUMÉ

Dans l'aire de répartition du crapaud vivipare *Nectophrynoides occidentalis* Angel, 1943, limitée à quelques kilomètres carrés d'une savane à herbes courtes couvrant les crêtes du mont Nimba au-dessus de 1200 m d'altitude, le climat est caractérisé par l'alternance d'une saison très sèche de l'ordre de 5 mois contrastant avec une saison de 7 mois de pluies et de bruines.

Les cycles de vie et de reproduction de l'espèce sont étroitement liés à ce cycle saisonnier. Durant la saison sèche, les crapauds sont enfouis dans le sol en état de vie ralentie. Ils sortent dès l'apparition des pluies, entre février et fin mars, avec un décalage entre les femelles gravides, qui sortent les premières, les femelles vierges et enfin les mâles. Toutes les mises-bas ont lieu en juin. Les fécondations se font en septembre pour les femelles âgées de plus d'un an, jusqu'en fin octobre pour les femelles de l'année. Toutes s'enfouissent aussitôt fécondées.

Le cycle ne semble pas modifié par la quantité d'eau tombée annuellement, pourtant variable du simple au double selon l'emplacement dans la chaîne et selon l'année. En revanche, le suivi du cycle climatique et celui des populations au cours de plusieurs années a montré que les dates de l'enfouissement et de la sortie de la vie ralentie sont liées étroitement à l'arrivée et surtout à la fin de la saison des pluies qui peuvent différer de plus d'un mois selon les années. Ces variations se traduisent par des différences importantes de la proportion de jeunes femelles restées vierges avant de s'enfouir pour leur première saison sèche. Elles se répercutent ainsi sur la fécondité globale de la population.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANGEL, F., 1943 - Description d'un nouvel amphibien anoure ovovivipare de la Haute Guinée française. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, **15**: 167-169.
- ANGEL, F. & LAMOTTE, M., 1944 - Un crapaud vivipare d'Afrique Occidentale, *Nectophrynoides occidentalis* Angel. *Ann. Sci. nat. Zool.*, **6**: 63-89.
- 1948. - Nouvelles observations sur *Nectophrynoides occidentalis* Angel. Remarques sur le genre *Nectophrynoides*. *Ann. Sci. nat. Zool.*, **10**: 115-147.
- LAMOTTE, M., 1959 - Observations écologiques sur les populations naturelles de *Nectophrynoides occidentalis*. *Bull. biol. Fr. Belg.*, **93**: 355-413.
- LAMOTTE, M. & ROUGERIE, G., 1955. - Description régionale de la chaîne du Nimba. In: LECLERC et al. (1955): 23-58.
- LAMOTTE, M. & XAVIER, F., 1972. - Recherches sur le développement embryonnaire de *Nectophrynoides occidentalis* Angel, amphibien anoure vivipare. *Ann. Embr. Morph.*, **5**: 315-340.
- LECLERC, J. C., RICHARD-MOLARD, J., LAMOTTE, M., ROUGERIE, G. & PORTÈRES, R., 1955 - La chaîne du Nimba, essai géographique, *Mém. IFAN*, **43**, 1-271.
- RICHARD-MOLARD, J., LAMOTTE, M. & PORTÈRES, R., 1955. - Les conditions climatiques. In: LECLERC et al. (1955): 59-115.

Corresponding editor: Alain DUBOIS.